©Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Stapfia 28	1 - 10	28. 12. 1992

Primitive Blüten: Sind Magnolien noch zeitgemäß?

PETER K. ENDRESS, Zürich

1. Schlaglichter auf die Entwicklung der Auffassungen in den letzten hundert Jahren.

Das Bild von Magnolien als primitive Angiospermenblüten, das in der Angiospermensystematik längere Zeit dominierte, hat sich bei Biologen weitherum eingeprägt. TAKHTAJAN (1966) hatte dem noch Nachdruck verliehen, indem er die ganze Unterklasse der primitiven Angiospermen *Magnoliidae* nannte: Die Gruppe, die früher unter dem Namen *Polycarpicae* oder *Ranales* lief. Magnolienblüten wurden (und werden) auch immer gern herangezogen, um den Bauplan der Angiospermenblüten zu veranschaulichen.

Dies begann eigentlich schon Ende des letzten Jahrhunderts mit den Arbeiten von DELPINO, BESSEY und HALLIER (ENDRESS 1993), und dann besonders auch mit der Anthostrobilustheorie von ARBER & PARKIN (1907). Das Jahr 1907 ist auch sonst noch eine wichtige Zeitmarke, da damals in Wien WETTSTEIN seine vieldiskutierte Hypothese über die phylogenetische Herkunft der Angiospermenblüte publizierte.

Mit diesen beiden kontrastierenden Ansichten der Anthostrobilus- oder Euanthien- und der Pseudanthientheorie wurden bestimmte phylogenetische Verbindungen zwischen Gymnospermen und Angiospermen suggeriert: Für die erste zwischen Cycadeen/Bennettiteen und *Magnoliales*, für die zweite zwischen *Gnetales* und Amentiferen. Dabei wird aber oft übersehen, dass ARBER & PARKIN (1908) bereits ein Jahr nach der Veröffentlichung ihrer Anthostrobilustheorie ausführlich auf die *Gnetales* als nächste Verwandte der Angiospermen hinwiesen. Die *Gnetales* wurden also in beiden Arbeiten, der von WETTSTEIN und der von ARBER & PARKIN, als die "heiße" Gruppe unter den Gymnospermen gesehen, wenn auch im einzelnen auf verschiedene Weise.

Das ist übrigens auch heute so, wie die neueren, von verschiedenen Paläobotanikern aufgestellten Kladogramme der Samenpflanzen zeigen (z.B. CRANE 1985, DOYLE & DONOGHUE 1986).

Dies kommt auch zum Ausdruck in einer phylogenetischen Darstellung der Höheren Pflanzen von EHRENDORFER im 'Strasburger', in der auch die zeitliche Entfaltung der größeren Gruppen miteinbezogen ist (EHRENDORFER 1971, 1976).

Gehen wir aber zunächst wieder zurück in die Mitte unseres Jahrhunderts. Bei den primitiven Angiospermen ergab sich damals eine neue Gewichtung. Als BAILEY und seine Mitarbeiter viele Familien der holzigen *Ranales* vergleichend anatomisch untersuchten, wurde die neuentdeckte Gattung *Degeneria* in den Mittelpunkt der primitivsten Relikte gerückt. Dies vor allem wegen ihrer blattartigen Stamina und auch deshalb, weil man zuerst glaubte, sie habe offene Karpelle, sei also gewissermaßen noch nicht ganz angiosperm (BAILEY & SMITH 1942). Letzteres hat sich später aber als unrichtig erwiesen.

Wichtige Anregungen kamen später von der Blütenbiologie her, wo zuerst besonders GOTTSBERGER zeigte, daß nicht große, sondern mittelgroße Blüten, wie sie bei manchen *Winteraceae* vorkommen, unspezialisiert sind und deshalb eher als ursprünglich zu werten sind (GOTTSBERGER 1974, 1988, GOTTSBERGER et al. 1980). In diese Rich-

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

tung weisen auch die Untersuchungen von THIEN (1980) und PELLMYR (1992).

Eine neue, ergiebige Phase in der Erforschungsgeschichte der frühen Angiospermenphylogenie wurde dann wieder von Paläobotanikern eingeleitet. Und zwar war der erste DOYLE, der 1969 fossile Pollenfloren aus der Unteren Kreide aus verschiedenen Gebieten Nordamerikas erstmals vergleichend darstellte. Es zeigte sich, daß die ältesten Pollenkörner, die man mit einiger Sicherheit Angiospermen zuordnen konnte, tatsächlich einigen heutigen *Magnoliidae* am meisten gleichen. Damals war der Pollen von vielen Reliktgruppen der *Magnoliiden* allerdings noch nicht genauer bekannt. Und es vergingen noch etliche Jahre, ehe man mehr über die Verteilung dieser ältesten Pollenformen bei den rezenten Gruppen wußte (WALKER 1976, MULLER 1981).

Chloranthaceae, *Myristicaceae*, *Austrobaileyaceae* und *Aristolochiaceae* sind Beispiele solcher Familien. Es zeigte sich aber auch, daß diese Pollenformen meist nicht ganze Familien charakterisieren, sondern nur einzelne Gattungen darunter. Die ersten beiden Familien haben ausgesprochen kleine Blüten mit oft nur ganz wenigen Organen und, wie übrigens auch schon *Degeneria*, mit einem einzigen Karpell. Für sie zumindest ist also der frühere Großgruppenname *Polycarpicae* unglücklich gewählt.

Vor gut zehn Jahren begannen dann spektakuläre Blütenfunde aus der Kreidezeit zunehmend das Bild von der frühen Angiospermenevolution mitzuprägen, eingeleitet wurde die Periode durch FRIIS (FRIIS & SKARBY 1981), und weitergeführt auch von DILCHER, CRANE und PEDERSEN (z.B. DILCHER & CRANE 1984, CRANE et al. 1989). Es sind z.T. kohlige, dreidimensional erhaltene Blüten, die oft noch erstaunlich viele Details in der histologischen Struktur zeigen. Am besten sind meist die Stamina erhalten und vielfach kann auch Pollen in situ untersucht werden. Diese Unter- und Mittelkreideblüten können mit einiger Sicherheit den *Magnoliidae* oder *Hamamelididae* zugeordnet werden. Es überrascht, daß es sich fast durchwegs um sehr kleine Blüten in der Größenordnung von einigen Millimetern handelt. Man kann einwenden, diese Situation sei ein Artefakt, da sich große Blüten zur Fossilisation weniger eigneten. Doch bleibt auf jeden Fall die Tatsache bestehen, daß in der frühen Zeit der Angiospermenevolution sehr kleine Blüten vorkamen. Und dies paßt nicht ganz zum früheren Wappentier *Magnolia*.

In den letzten paar Jahren ist vieles in Fluß geraten, indem immer wieder neue Taxa als besonders ursprünglich diskutiert werden. Das hängt nun nicht nur an den neuen Fossilfunden, sondern an einer weiteren Diversifizierung der Forschungslandschaft. Vor allem einige Arbeitsgruppen, die Ribosomen-RNA und Chloroplasten-DNA vergleichend untersuchen, haben sich auf primitive Blütenpflanzen konzentriert. Das breiteste für Vergleiche geeignete Datenmaterial scheint im Moment für das Rubisco-Gen der Chloroplasten-DNA (rbcL) vorzuliegen (QIU et al. 1993).

Bemerkenswert ist, daß bei QIU et al. (1993) die *Ceratophyllaceae* an der Basis der Angiospermen stehen, zumindest unter den von ihnen einbezogenen Familien. Die *Ceratophyllaceae* stehen auch sonst gegenwärtig im Brennpunkt der Diskussion. DILCHER (1992) weist darauf hin, daß *Ceratophyllum*-artige Früchte unter den ältesten Angiospermenfossilien sind. Auch *Ceratophyllum* hat übrigens einkarpellige Blüten. Es mag überraschend sein, daß eine heute so extreme Wasserpflanze mit Unterwasserbestäubung ins Rampenlicht geraten ist — vielleicht nur eine vorübergehende Modeströmung.

Es ist jedenfalls zu erwarten, daß sich das Bild von der frühen Angiospermenevolution in den nächsten Jahren weiter stark modifizieren wird, besonders mit der Bearbeitung alter fossiler Blüten. Es bestehen zwar wenig Zweifel, daß die *Magnoliidae* besonders ur-

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

sprünglich sind (mit Ausnahme der weniger überzeugenden Auffassung von einer basaleren Stellung der Monokotylen). Die Frage ist jedoch, welche ihrer Untergruppen nun besonders prominent seien in dieser Eigenschaft, und ob man unter den heutigen Vertretern überhaupt noch solche findet, die den ersten Angiospermen besonders ähnlich sind.

Die gegenwärtige etwas unsichere Situation wurde in einem anschaulichen Schema von DOYLE & HOTTON (1991) für die Pollenevolution mit einem Kladogramm der heutigen Familien dargestellt. DOYLE & HOTTON haben dabei zwei Szenarien konstruiert, die sie für besonders wahrscheinlich halten. Zum Ausdruck kommt hier auch, daß die Gruppierung nahe verwandter Familien sich gegenüber früheren Schemata etwas verändert hat. Die Magnoliidenfamilien verteilen sich hier auf 5 Gruppen mit zum Teil noch informellen Namen. Neben (1) den *Magnoliales* und (2) *Laurales* erscheinen (3) die "winteroids" mit den *Winteraceae*, *Illiciaceae* und *Schisandraceae*, (4) die "eudicots" mit *Nelumbonaceae*, *Ranunculales* und den höheren Dikotylen, und (5) die "paleoherbs" mit den *Aristolochiales* (inklusive *Lactoridaceae*), *Piperales*, *Nymphaeales* und den Monokotylen. Diese Gliederung ist nicht nur aufgrund der Pollenstruktur zustandegekommen, sondern nach Resultaten verschiedener Disziplinen. Besonders wichtig als Grundlage dafür waren auch die breitangelegten karyologischen Untersuchungen von EHRENDORFER (EHRENDORFER et al. 1968, EHRENDORFER 1976, 1987) und später, unter Ausweitung der Techniken, von MORAWETZ (1986), und ebenso die vergleichenden chemischen Untersuchungen von GOTTLIEB und KUBITZKI mit Mitarbeitern (GOTTLIEB et al. 1989), neben Untersuchungen der Blütenstruktur (Zusammenfassung in FRIIS & ENDRESS 1990).

In beiden bei DOYLE & HOTTON (1991) dargestellten Szenarien stehen monosulcate Pollenkörner am Ursprung der Angiospermen. Die Unterschiede beziehen sich auf die Differenzierung der Exine.

Szenario 1 beginnt mit Bennettiteen-artigen Pollen mit granulärer Ectexine ohne ausgeprägtes Oberflächenmuster. Danach käme die primitivste heutige Pollenform bei den *Magnoliales* vor. Alle übrigen Pollenformen würden sich davon ableiten. Bei dieser Interpretation liegt ein Problem darin, daß so gearteter fossiler Pollen nur mit Dünnschnitten einigermaßen eindeutig Angiospermen oder Gymnospermen zugeordnet werden kann. Solche Präparationen sind bisher jedoch noch nicht an umfangreichem Material gemacht worden (WALKER & WALKER 1985).

Szenario 2 beginnt mit Pollen mit reticulatem Oberflächenmuster. Dabei gibt es auf demselben Pollenkorn Bereiche mit grobem und solche mit feinem Netzmuster. Davon würden sich alle übrigen Formen ableiten. Ähnliche Formen kommen z.B. heute noch bei Monokotylen vor. Damit Vergleichbare lassen sich auch bis in die Trias zurückverfolgen (*Crinopollis*). Es ist aber bisher nicht möglich, sie mit bestimmten ausgestorbenen Gymnospermen in Beziehung zu bringen. Die Ähnlichkeit des *Magnoliales*-Pollens mit jenem von Bennettiteen würde danach bloß auf Konvergenz beruhen. Dieses zweite Szenario betont die basale Stellung der "paleoherbs", die zuerst von DOYLE & HICKEY (1976) und später von TAYLOR & HICKEY (1992) hervorgehoben wurden.

Mit diesem Fragezeichen im aktuellen Stand der Auffassungen über primitive Angiospermenblüten sei jetzt übergeleitet zu Beispielen rezenter Familien.

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

2. Beispiele rezenter Reliktgruppen der *Magnoliales* und *Laurales*.

An drei rezenten isolierten Familien der *Magnoliales* und *Laurales* sei jetzt das Verhalten der Blüten gezeigt: *Eupomatiaceae*, *Austrobaileyaceae* und *Chloranthaceae*, die, so verschieden sie auf den ersten Blick erscheinen, doch durch einige früher wenig beachtete Gemeinsamkeiten zusammengehalten werden. *Eupomatiaceae* und *Austrobaileyaceae* bestehen je nur aus einer Gattung mit einer oder zwei Arten, die *Chloranthaceae* enthalten noch vier Gattungen mit etwa 75 Arten.

Austrobaileyaceae und *Eupomatiaceae* haben (wie auch *Degeneriaceae* und *Himantandraceae*) auffällige und komplizierte Innenstaminodien zwischen den Stamina und Karpellen. Diese Innenstaminodien haben mannigfaltige sekretorische Strukturen und sind funktionell wichtige Bestandteile der Blüten (ENDRESS 1984). Bei *Eupomatiaceae* sind sie sogar die alleinigen Attraktionsorgane. Alle diese Blüten sind relativ groß, etwa 2-5 cm im Durchmesser.

① Bei der monotypischen *Austrobaileya scandens* (Abb. 1) sind die Blüten wie bei fast allen *Magnoliidae* protogyn. In der weiblichen Phase ist das gelbe Gynoecium aus etwa zehn freien Karpellen exponiert und bildet einen auffälligen Farbkontrast zu den fast schwarz gefleckten Innenstaminodien und Stamina. Die Stamina sind blattartig flach und tragen ihre Theken auf der Ventralseite. In der männlichen Phase wird das Gynoecium verdeckt durch die Innenstaminodien, die sich darübergekrümmt haben. Die Stamina und Innenstaminodien verströmen während der ganzen Anthese einen starken Geruch nach faulen Fischen. Dadurch werden Fliegen angelockt, die als Bestäuber in Frage kommen. Fliegen legen auch ihre Eier in die Furchen der Innenstaminodien und die Blütenbasis. Es ist nicht bekannt, ob sie ihre Larvenentwicklung in der Blüte durchlaufen können. *Austrobaileya* ist eine Liane im tropischen Regenwald von Nordostaustralien. Sie blüht weit oben auf den Bäumen, und ihr ganzes Blühverhalten ist bisher noch nie im Feld untersucht worden.

② Anders ist es bei *Eupomatia*, deren zwei Arten im Feld leichter beobachtbar sind. Es sind Sträucher und kleine Bäume, die ihre Blüten in Bodennähe ausbilden. Bei *Eupomatia bennettii* ergibt sich allerdings eine andere praktische Schwierigkeit, daß nämlich pro Exemplar jedes Jahr oft nur eine einzige Blüte ausgebildet wird und der Anthesetag nicht voraussagbar ist. Die Familie ist von Südaustralien bis Neuguinea verbreitet. Ihre beiden Arten konnte ich im Feld und in Kultur beobachten.

Die Blüten sind sozusagen verkehrt gebaut: Außen die Staubblätter, innen die Kronblätter. Die Innenstaminodien bilden hier fast ausschließlich den Attraktionsapparat (Abb. 2). Als Blütenhülle gibt es nur eine oder zwei in sich oder miteinander völlig verwachsene Brakteen, die zu Beginn der Anthese als Mütze abfallen. Die Blüten von *Eupomatia laurina* haben einen stark fruchtigen Duft, der von den Innenstaminodien gebildet wird. An den Innenstaminodien gibt es ferner haarige Drüsensäume und -flecken, die ein viscoses Sekret produzieren. Alle Innenstaminodien und Stamina sind basal miteinander verwachsen, und dieses ganze Synandrium fällt nach der Blütezeit als massives Organ zu Boden und bleibt dort noch mehrere Tage turgeszent. Bestäuber sind kleine Rüsselkäfer, die oft zu mehreren in diese Blüten eindringen und von den Innenstaminodien fressen. Bisher sind in beiden *Eupomatia*-Arten immer nur Vertreter einer einzigen Gattung (*Elleschodes*) gefunden worden. ARMSTRONG & IRVINE (1990) haben die Bestäubungsbiologie bei

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Eupomatia laurina in Nordqueensland untersucht. Besonders interessant ist ihre Beobachtung, daß die Käfer ihre Eier in den Blüten ablegen. Diese fallen mit den Synandrien zu Boden, die Larven können sich darin entwickeln und verpuppen sich im Boden. Und zwei Wochen nach der Eiablage schlüpfen bereits die Käfer. Die Blühphase einer Population dauert ein bis zwei Monate. Es ist nicht bekannt, was die Käfer in der übrigen Zeit tun. Da die geschlüpften Imagines im Körper Fettdepots aufweisen, ist es nicht ausgeschlossen, daß sie nach der Blühperiode von *Eupomatia laurina* eine Ruhephase durchmachen bis zur nächsten Saison (ARMSTRONG & IRVINE 1990).

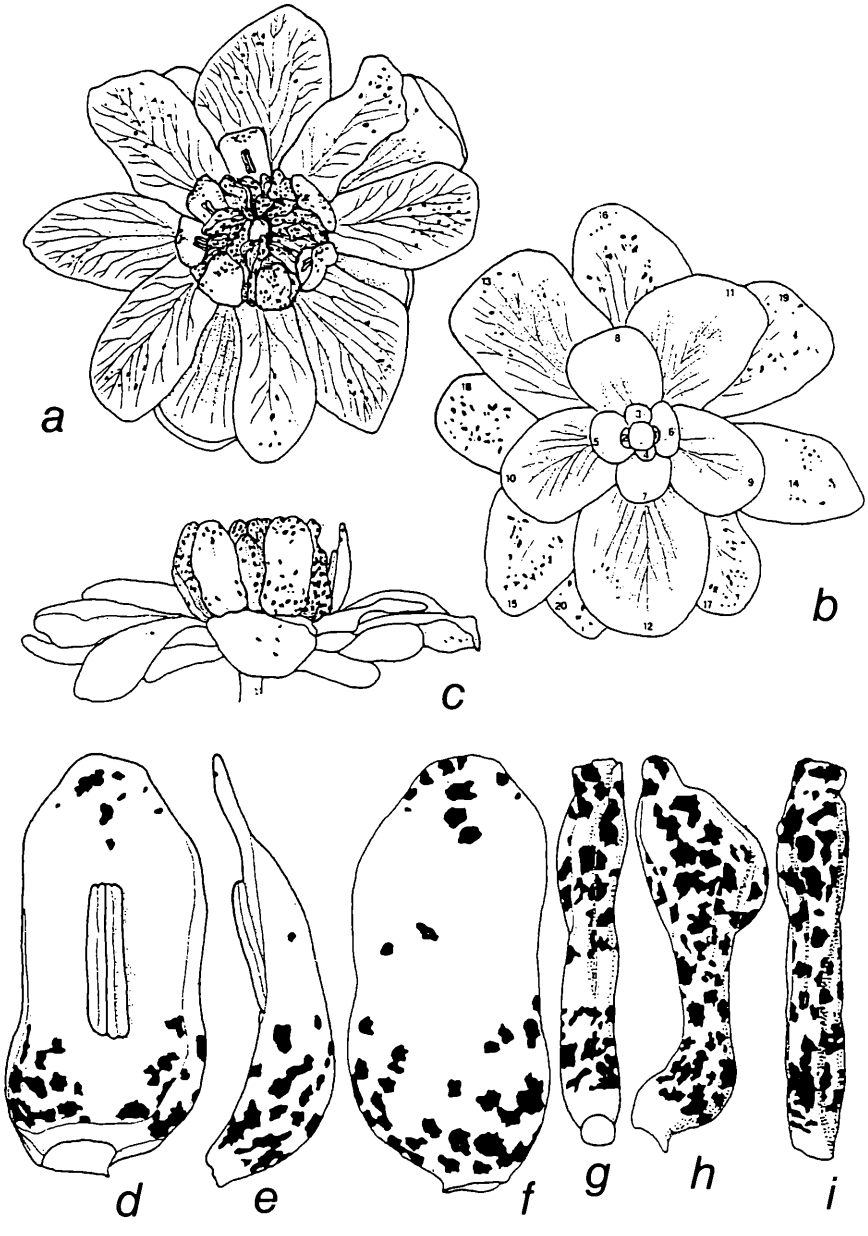

Abb. 1. *Austrobaileya scandens*; a-c anthetische Blüte von oben, unten (Tepalen nach der Sequenz numeriert) und von der Seite, d-f Staubblatt, g-i Innenstaminodium, jeweils von oben (ventral), von der Seite und von unten (dorsal). (Aus ENDRESS 1980)

Die Blüten sind protogyn und bei beiden Arten tageszeitlich synchronisiert. Die Blütezeit dauert bei *Eupomatia laurina* in Australien und bei den tropischen Populationen von

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

E. bennettii nur einen Tag. Die Blüten öffnen sich im Morgengrauen, sind dann weiblich. Dann beginnen sie sich langsam zu schliessen und sind am Abend männlich. Im Laufe der Nacht fällt das Synandrium ab. Mit Pollen daraus können am nächsten Morgen neu geöffnete Blüten bestäubt werden. Die Pflanzen sind selbstkompatibel. Doch da bei der vielblütigen *Eupomatia laurina* ein Individuum die Tendenz hat, nach einem Blühtag mit oft zahlreichen offenen Blüten mindestens einen Tag Pause einzulegen, ist die Selbstbestäubungsrate relativ klein. Dies gilt natürlich auch für die oft nur einblütige *Eupomatia bennettii*.

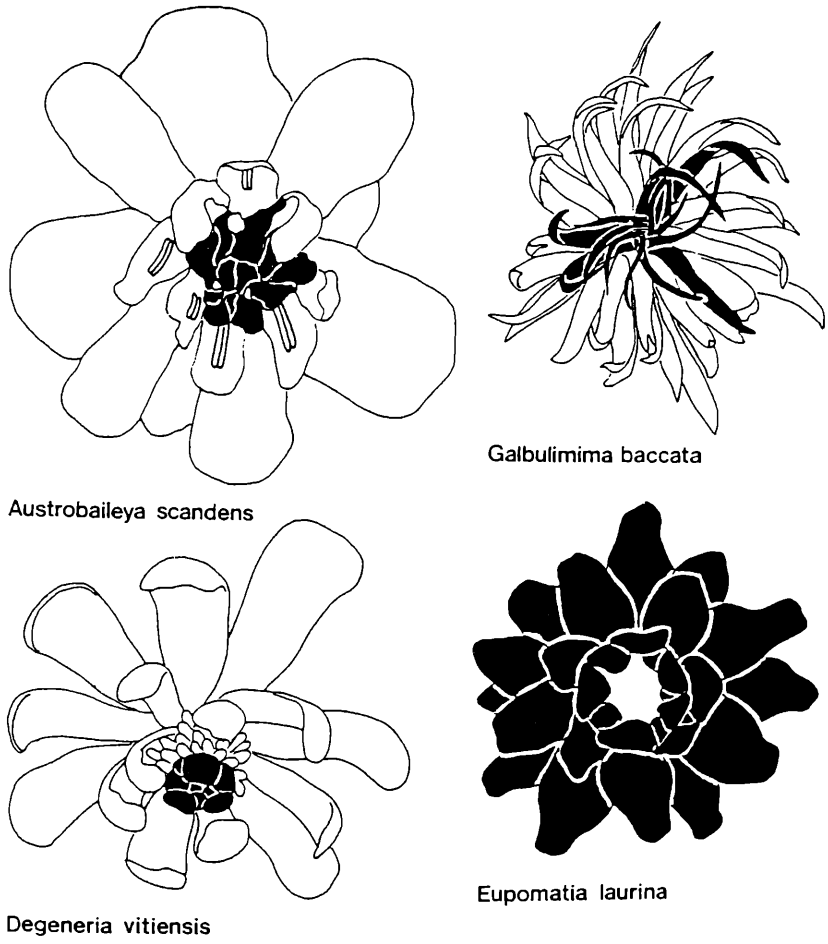

Abb. 2. Anthetische Blüten von Vertretern der *Austrobaileyaceae*, *Himantandraceae*, *Degeneriaceae* und *Eupomatiaceae*. Innenstaminodien schwarz. (Aus ENDRESS 1984)

Beide *Eupomatia*-Arten haben eine bescheidene geographische Differenzierung erfahren, die vielleicht jüngeren Datums ist (ENDRESS, in Vorb.).

In einer solchen Differenzierung zeigen die *Degeneriaceae* eine Parallele, bei denen erst vor wenigen Jahren eine zweite Art von einer Insel des Fiji - Archipels beschrieben worden ist: *Degeneria roseiflora* (MILLER 1988).

Damit ist angedeutet, daß die Blüten von *Austrobaileya* und *Eupomatia* auf ihre Weise hochspezialisiert sind. Bauplanmäßig allerdings ist auch zu beachten, daß nicht bestimmte, einzelne Organe oder Organteile in bestimmter Richtung spezialisiert sind, sondern die Organe wirken als ganze Gruppen, und ihre Zahl und Stellung ist nicht genau festgelegt (ENDRESS 1990).

③ Als dritte prominente Familie seien die *Chloranthaceae* erwähnt. Die Gattung *Asca-*

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

rina kam in den Brennpunkt der Diskussion, als sich herausstellte, daß von allen rezenten Angiospermen ihr Pollen dem ältesten sicher erkennbaren Angiospermenpollen, *Clavatipollenites*, am ähnlichsten ist (Übersicht bei MULLER 1981).

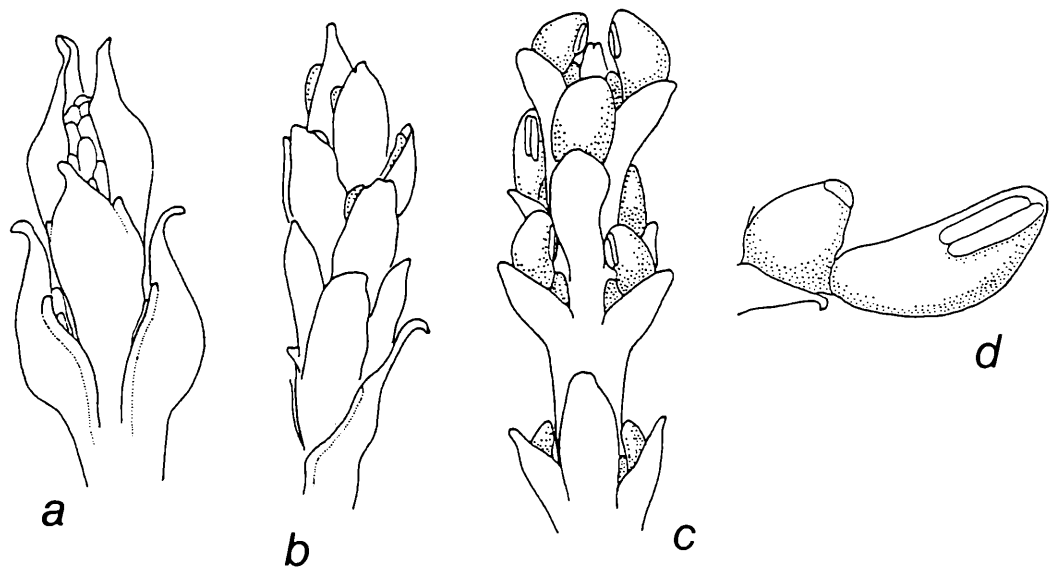

Abb. 3. *Sarcandra chloranthoides*; a-c Infloreszenzentwicklung; a junge Doppelähre, b austreibende Seitenähre, c Ähre knapp vor der Anthese; d anthetische Blüte. (Aus ENDRESS 1987)

Die Blüten der *Chloranthaceae* sind klein, perianthlos, und bestehen bei *Sarcandra* und *Chloranthus* nur aus einem Staubblatt und einem Fruchtblatt. Bei *Sarcandra chloranthoides* (Abb. 3) überdeckt das unscheinbar braune Stamen in jungen Blüten das Karpell. Zur Blütezeit wölbt es sich zurück, wird leuchtend gelb und beginnt stark zu duften. Die Blüten sind leicht protogyn. Ueber die Bestäubungsbiologie gibt es keine Feldbeobachtungen.

Chloranthaceen-Blüten gleichen oberflächlich den Reproduktionsorganen von *Gnetales* unter den Gymnospermen. Manche Botaniker sahen hierin einen direkten Zusammenhang besonders zwischen *Gnetum* und Chloranthaceen. In männlichen Blütenständen von *Gnetum* gibt es Quirle von männlichen Blüten mit einem Staubblatt, darüber Gruppen von sterilen Samenanlagen oder weiblichen Blüten. Allerdings muß man bedenken, daß morphologisch so einfache Strukturen sich oberflächlich bald einmal ähnlich sehen können. Auf histologischem und embryologischem Niveau sind die Unterschiede schon bedeutender, obwohl erst kürzlich die lange vermutete doppelte Befruchtung bei *Ephedra* sorgfältig nachgewiesen wurde (FRIEDMAN 1990).

3. Stamina bei rezenten und fossilen ursprünglichen Gruppen.

In der Zeit als *Degeneria* als d i e primitive Angiosperme galt, wurden die blattartig flachen Staubblätter mit den Theken auf der Ober- oder Unterseite der Fläche besonders betont als archaische Formen. Neben *Degeneriaceae* ist diese Staubblattform am markantesten bei *Himantandraceae* und *Austrobaileyaceae*.

Später, als immer mehr fossile Blüten, vor allem mit gut erhaltenen Stamina auftauch-

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ten, habe ich zusammen mit HUFFORD und STUMPF begonnen, die Stamina bei *Magnoliidae*, *Hamamelididae* und den primitiveren *Rosidae* vergleichend zu untersuchen (ENDRESS & HUFFORD 1989, HUFFORD & ENDRESS 1989, ENDRESS & STUMPF 1991). Dabei fiel unser Augenmerk auf andere Eigenschaften:

① Die Öffnung der Theken durch Klappen statt einfacher Längsschlitze war zwar von den *Lauraceae* und ihrem Umkreis sowie von den *Hamamelidaceae* schon lange bekannt. Es zeigte sich aber nun, daß dieses Muster bei den *Magnoliidae* viel weiter verbreitet ist, und ebenso bei den tieferen *Hamamelididae*, während es bei den untersuchten *Rosidae* überhaupt nirgends auftauchte. Es kommt neu auch vor bei *Annonaceae*, *Degeneriaceae*, *Himantandraceae*, *Chloranthaceae*, sowie gewissen *Piperaceae* und *Ranunculaceae*, ebenso bei den *Trochodendrales*.

Das Vorkommen verschiedener Klappenmuster und ihre Verteilung bei den *Magnoliidae* und *Hamamelididae* legte dann auch nahe, daß Klappen an sich nicht unbedingt primitiv seien, sondern eher nur eine Begleiterscheinung des allgemein massiven Baus der Stamina bei diesen Gruppen. Eine Voraussetzung dazu ist ein dickes (nicht unbedingt breites) Konnektiv ohne Vorwölbung der Pollensäcke.

② Die Gliederung in Filament und Anthere, wie das bei den höher evoluierten Angiospermen durchwegs vorkommt, ist bei den *Magnoliidae* nicht überall deutlich. Es gibt zumindest fast nie eine Konstriktion am Antherenansatz. Vielleicht kann man die fast ausschließliche Protogynie bei den zwittrigen Magnoliidenblüten damit in Zusammenhang bringen. Denn bei protandrischen Blüten von Gruppen auf höherem Evolutionsniveau fallen oft die Antheren ab in der weiblichen Blühphase. Zudem ist es ja eben bei vielen *Magnoliidae* so, daß die Antheren optische und olfaktorische, z.T. auch nektarsezernierende Anlockungsorgane sind, und damit wäre ein frühzeitiges Abfallen ungünstig.

Dies stimmt überein mit den Befunden an fossilen Stamina aus der Kreide, wie sie in einer vergleichenden Übersicht von FRIIS, CRANE & PEDERSEN (1991) präsentiert worden sind. Auch hier sind Stamina mit klappig aufspringenden Theken verbreitet. Die ältesten Formen zeigen keine starke Gliederung in Filament und Anthere.

Besonders in den letzten zwanzig Jahren hat sich die Auffassung über die Struktur der primitiven Angiospermenblüten gewandelt. Es trifft wohl nicht das Wesentliche, wenn man sagt, wie es lange üblich war, primitive Blüten seien groß und hätten viele Organe in spiraliger Stellung.

Die neuen Befunde führen eher zu folgender Charakterisierung: Primitive Blüten haben variable Größe, Organzahlen und Organstellungen. Sie sind oft klein, haben häufig wenig Organe und besonders oft einkarpellige Gynoecien. Sie sind protogyn. Stamina sind oft besonders attraktiv mit Farbe, Duft und Nektar. Dagegen ist das Perianth einfach oder fehlt. Antheren sind basifix, haben oft ein dickes (nicht unbedingt breites) Konnektiv und oft klappige Dehiszenz. Verwachsungen zwischen den Karpellen und stärkere Synorganisationen bestimmter einzelner Blütenorgane fehlen fast immer. Der Pollen ist monosulcat.

Das *Magnolia*-Modell hat offensichtlich ausgedient. Wir können mit Spannung erwarten, wie sich das Bild von den ursprünglichen Blüten in den nächsten Jahren weiter verändern wird.

Literatur

ARBER, E.A.N. & PARKIN, J. (1907): On the origin of angiosperms. - Bot. J. Linn. Soc. 38, 29-80.

— & — (1908): Studies on the evolution of the angiosperms. The relationship of the angiosperms to

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

the *Gnetales*. - Ann. Bot. 22, 489-515.

ARMSTRONG, J.E. & IRVINE, A.K. (1990): Functions of staminodia in the beetle-pollinated flowers of *Eupomatia laurina*. - Biotropica 22, 429-431.

BAILEY, I.W. & SMITH, A.C. (1942): *Degeneriaceae*, a new family of flowering plants from Fiji. - J. Arn. Arb. 23, 356-365.

CRANE, P.R. (1985): Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. - Ann. Missouri Bot. Gard. 72, 716-793.

CRANE, P.R., FRIIS, E.M. & PEDERSEN, K.R. (1989): Reproductive structure and function in Cretaceous *Chloranthaceae*. - Pl. Syst. Evol. 165, 211-226.

DILCHER, D. (1992): The concept of the flower and its most primitive expression. - The Katherine Esau International Symposium - Plant Structure: concepts, connections & challenges, University of California, Davis, Abstract.

DILCHER, D.L. & CRANE, P.R. (1984): In pursuit of the first flower. - Nat. Hist. 93 (3), 56-61.

DOYLE, J.A. (1969): Cretaceous angiosperm pollen of the Atlantic coastal plain and its evolutionary significance. - J. Arn. Arb. 50, 1-35.

DOYLE, J.A. & DONOGHUE, M.J. (1986): Seed plant phylogeny and the origin of angiosperms: an experimental cladistic approach. - Bot. Rev. 52, 321-431.

DOYLE, J.A. & HICKEY, L.J. (1976): Pollen and leaves from the mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. - In BECK, C.B. (Ed.), Origin and early evolution of Angiosperms, 139-206. New York, Columbia University Press.

DOYLE, J.A. & HOTTON, C.L. (1991): Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. - In BLACKMORE, S. & BARNES, S.H. (Ed), Pollen and spores, 169-195. Oxford, Clarendon Press.

EHRENDORFER, F. (1971): Spermatophyta, Samenpflanzen. - In DENFFER, D., SCHUMACHER, W., MÄGDEFRAU, K. & EHRENDORFER, F. (Ed), "Strasburger", Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, Ed. 30, 584-741. Stuttgart, Fischer.

— (1976): Evolutionary significance of chromosomal differentiation patterns in gymnosperms and primitive angiosperms. - In BECK, C.B. (Ed.), Origin and early evolution of Angiosperms, 220-240. New York, Columbia University Press.

— (1987): Differentiation trends in tropical woody angiosperms. - In URBANSKA, K. (Ed.), Differentiation patterns in higher plants, 227-237. London, Academic Press.

EHRENDORFER, F., KRENDL, F., HABELER, E. & SAUER, W. (1968): Chromosome number and evolution in primitive angiosperms. - Taxon 17, 337-353.

ENDRESS, P.K. (1980): The reproductive structures and systematic position of the *Austrobaileyaceae*. Bot. Jahrb. Syst. 101, 393-433.

— (1984): The role of inner staminodes in the floral display of some relic *Magnoliales*. - Pl. Syst. Evol. 146, 269-282.

— (1987): The *Chloranthaceae*: reproductive structures and phylogenetic position. Bot. Jahrb. Syst. 109, 153-226.

— (1990): Evolution of reproductive structures and functions in primitive angiosperms (*Magnoliidae*). - Mem. New York Bot. Gard. 55, 5-34.

— (1993): Federico Delpino and early views on angiosperm origin and macroevolution. Diss. Bot. Berlin, Cramer (in press).

ENDRESS, P.K. & HUFFORD, L.D. (1989): The diversity of stamen structures and dehiscence patterns among *Magnoliidae*. - Bot. J. Linn. Soc. 100, 45-85.

ENDRESS, P.K. & STUMPF, S. (1991): The diversity of stamen structures in 'Lower' *Rosidae* (*Rosales, Fabales, Proteales, Sapindales*). - Bot. J. Linn. Soc. 197, 217-293.

FRIEDMAN, W.E. (1990): Double fertilization in *Ephedra*, a nonflowering seed plant: its bearing on the

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

origin of angiosperms. - Science 247, 951-954.

FRIIS, E.M. & ENDRESS, P.K. (1990): Origin and evolution of angiosperm flowers. - Adv. Bot. Res. 17, 99-162.

FRIIS, E.M. & SKARBY, (1981): Structurally preserved angiosperm flowers from the Upper Cretaceous of southern Sweden. - Nature 291, 485-486.

FRIIS, E.M., CRANE, P.R. & PEDERSEN, K.R. (1991): Stamen diversity and in situ pollen of Cretaceous angiosperms. - In BLACKMORE, S. & BARNES, S.H. (Eds), Pollen and spores, 197-224. Oxford, Clarendon Press.

GOTTLIEB, O.R., KAPLAN, M.A.C., KUBITZKI, K. & TOLEDO BARROS, J.R. (1989): Chemical dichotomies in the magnolialean complex. - Nord. J. Bot. 8, 437-444.

GOTTSBERGER, G. (1974): The structure and function of the primitive angiosperm flower - a discussion. - Acta Bot. Neerl. 23, 461-471.

— (1988): The reproductive biology of primitive angiosperms. - Taxon 37, 630-643.

GOTTSBERGER, G., SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & EHRENDORFER, F. (1980): Reproductive biology in the primitive relic angiosperm *Drimys brasiliensis* (*Winteraceae*). - Pl. Syst. Evol. 135, 11-39.

HUFFORD, L.D. & ENDRESS, P.K. (1989): The diversity of anther structures and dehiscence patterns among *Hamamelididae*. - Bot. J. Linn. Soc. 99, 301-346.

MILLER, J.M. (1988): A new species of *Degeneria* (*Degeneriaceae*) from the Fiji Archipelago. - J. Arn. Arb. 69, 275-280.

MORAWETZ, W. (1986): Remarks on karyological differentiation patterns in tropical woody plants. - Pl. Syst. Evol. 152, 49-100.

MULLER, J. (1981): Fossil pollen records of extant angiosperms. - Bot. Rev. 47, 1-142.

PELLMYR, O. (1992): Evolution of insect pollination and angiosperm diversification. - Trends Ecol. Evol. 7, 46-49.

QIU, Y.-L., CHASE, M.W., LES, D.H., HILLS, H.G. & PARKS, C.R. (1993): Molecular phylogenetics of the *Magnoliidae*: A cladistic analysis of nucleotide sequences of the plastid gene rbcL. - Ann. Missouri Bot. Gard. (In Press).

TAKHTAJAN, A. (1966): Systema et Phylogenia Magnoliophytorum. - Moscow, Nauka.

TAYLOR, D.W. & HICKEY, L.J. (1992): Phylogenetic evidence for the herbaceous origin of angiosperms. - Pl. Syst. Evol. 180, 137-156.

THIEN, L.B. (1980): Patterns of pollination in the primitive angiosperms. - Biotropica 12, 1-13.

WALKER, J.W. (1976): Comparative pollen morphology and phylogeny of the ranalean complex. In BECK, C.B. (Ed.), Origin and early evolution of Angiosperms, 241-299. New York, Columbia University Press.

WALKER, J.W. & WALKER, A.G. (1985): Ultrastructure of Lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants. - Ann. Missouri Bot. Gard. 71, 464-521.

WETTSTEIN, R. von (1907): Handbuch der Systematischen Botanik, Vol. II, Ed. 1. - Leipzig, Deuticke.

Adresse des Autors: Prof. Dr. PETER K. ENDRESS, Institut für Systematische Botanik der Universität, Zollikerstrasse 107, CH-8008 Zürich, Schweiz.